



APPROCHE INTÉGRÉE DES COMPORTEMENTS CULTURELS

Le cas de la manipulation de pierres chez le macaque japonais (*Macaca fuscata*)

Il y a soixante ans à peine, l'idée que des animaux puissent être dotés d'une forme de culture paraissait inimaginable pour la plupart des spécialistes. De nos jours, la littérature éthologique regorge d'exemples d'innovations comportementales, d'observations de la transmission sociale de nouvelles variantes comportementales, ainsi que d'articles à propos du maintien, pendant plusieurs années voire sur plusieurs générations, de pratiques culturelles, et ce dans une grande variété de taxons, tels que les oiseaux, les rongeurs, les cétacés, et les primates non-humains (Fragaszy & Perry 2003 ; Laland & Hoppitt 2003).

La culture animale : nécessité d'un cadre conceptuel et méthodologique

L'idée de culture animale (autrefois désignée de « tradition comportementale » par les éthologistes) fut introduit en 1952 par le fondateur de la primatologie japonaise, Kinji Imanishi, qui prédit également l'apparition de phénomènes culturels chez toute espèce animale vivant en groupes sociaux (Imanishi 1952 ; Nakamura & Nishida 2006). Le premier cas de comportement culturel chez les primates non-humains fut rapporté quelques années plus tard dans un groupe de macaques japonais régulièrement approvisionné en patates douces sur une plage de l'île de Koshima, au sud du Japon.

Un jour, une jeune femelle découvrit qu'il était possible de se débarrasser du sable recouvrant la patate douce en la plongeant dans l'eau de mer. Cette nouvelle technique se transmet peu à peu par observation à l'ensemble des membres du groupe, puis à travers les générations (Kawamura 1959 ; Kawai & al. 1992). Le comportement de lavage des patates douces se maintient encore aujourd'hui et constitue l'un des exemples d'apprentissage social et de pratiques culturelles les plus souvent cités dans la littérature éthologique.

Plus récemment, les primatologues ont mis en évidence des différences comportementales majeures entre des groupes de primates appartenant à la même espèce, et principalement dans trois types de taxons : les singes capucins, les macaques, et les grands singes. Dans le cadre d'une approche intégrée, des études menées en collaboration, à long terme, multidisciplinaires et multisites, et portant sur divers types de comportements ou différentes formes d'un même type de comportement (par exemple, interactions interspécifiques, signaux de communication, comportements de toilettage ou de jeu, techniques de recherche de nourriture ou d'utilisation d'outils, régimes alimentaires, et usage médicinal des plantes) ont révélé des pratiques et des techniques spécifiques à certains groupes, ainsi que des variations considérables dans la fréquence de certains comportements en fonction des groupes (Chapman & Fedigan 1990 ; Kawai & al. 1992 ; Huffman & Wrangham 1994 ; Nakamichi & al. 1998 ; Whiten & al. 1999 ; Panger & al. 2002 ; Huffman & Hirata 2003 Perry & al. 2003 ; Van Schaik & al. 2003 ; Leca & al. 2007, 2007a, 2010a).

Dans la quête d'explications culturelles ou de propositions alternatives pour rendre compte de l'existence de telles variations comportementales au sein d'un groupe d'animaux, mais aussi entre des groupes de la même espèce, le débat fait rage chez les chercheurs travaillant sur le terrain ou en laboratoire. Ce débat est à la fois conceptuel et méthodologique. En fonction des conditions d'investigation, de l'espèce étudiée, et du domaine comportemental concerné, les questions posées et les méthodes utilisées pour y répondre varient considérablement. Cependant, lorsqu'elles sont employées séparément, chacune de ces méthodes s'avère être de portée limitée, voire inadéquate. Seule une approche intégrée, prenant en compte différentes perspectives et incorporant des types d'analyses complémentaires, permet aux chercheurs d'évoquer l'existence d'une forme de culture animale.

De manière générale, la culture est définie par les biologistes comme un ensemble de connaissances et de pratiques qui se partagent et se transmettent socialement au sein d'un groupe d'individus, plutôt que par héritage génétique. Une définition opérationnelle récente semble faire l'unanimité parmi les spécialistes de la culture animale. Un comportement est dit traditionnel s'il répond aux trois conditions suivantes :

1) il ne doit pas être présent dans tous les groupes d'une même espèce (il peut même être spécifique à un seul groupe ou à quelques groupes seulement), sa fréquence, ainsi que sa prévalence, pouvant varier considérablement d'un groupe à l'autre ; en d'autres termes, il peut être observé quotidiennement et chez la plupart des membres d'une communauté, ou bien occasionnellement et chez un nombre restreint d'individus, ou encore être totalement absent d'un groupe alors que les conditions environnementales permettent son expression ;

2) il doit être durable, c'est-à-dire être observé dans une même communauté pendant plusieurs années, voire sur plusieurs générations ;

3) il doit se propager socialement au sein du groupe, c'est-à-dire que l'acquisition du comportement par un individu naïf doit être influencée directement ou indirectement par la présence ou l'activité d'un congénère (Fragaszy & Perry 2003). Ainsi, la « méthode

d'élimination » est une procédure décisionnelle à trois conditions qui permet d'évaluer si un comportement qui présente des variations au niveau géographique peut être considéré comme culturel ou non (Van Schaik 2003). Afin de répondre à ces trois conditions, trois approches correspondantes sont utilisées (voir Caldwell & Whiten 2007).

La première approche, dite « ethnographique », ou plus prosaïquement « comparative », s'intéresse au produit, c'est-à-dire à la diversité des modèles comportementaux observés ou non chez les animaux. Elle consiste à comparer de façon systématique plusieurs groupes de la même espèce souvent séparés géographiquement, à noter les similitudes et les différences dans la forme des comportements spontanément exprimés, et à examiner les variations entre les groupes dans la fréquence ou la prévalence d'un comportement ou de variantes comportementales, autrement dit des formes légèrement différentes d'un même comportement (Whiten & *al.* 1999 ; Rendell & Whitehead 2001 ; Hunt & Gray 2003 ; Perry & *al.* 2003). Par élimination, avant que toute variabilité comportementale soit considérée comme culturelle, l'effet des facteurs génétiques et environnementaux doit être minimal.

Montrer une diversité comportementale entre des groupes de la même espèce n'est pourtant pas une preuve suffisante pour invoquer la culture (McGrew 2003). Lorsqu'elle est considérée seule, l'approche comparative a récemment été remise en question, car elle présente en fait deux insuffisances. La première peut conduire à la production de « faux négatifs » (c'est-à-dire ne pas détecter des différences inter-groupes alors qu'elles sont présentes, ce qui revient à sous-estimer des comportements culturels) et de « faux positifs » (c'est-à-dire ne pas exclure des différences inter-groupes alors qu'elles sont absentes, ce qui revient à surestimer des comportements culturels) (Fragaszy & Perry 2003). La deuxième insuffisance tient au fait que l'approche comparative ne prend pas nécessairement en compte les deux dernières caractéristiques essentielles d'une tradition : sa durabilité et sa transmission par des voies sociales.

Les deux autres approches mettent plutôt l'accent sur le mécanisme, c'est-à-dire le type de processus sous-jacent à la production de telles différences comportementales entre les groupes. La deuxième approche dite « longitudinale » a pour but d'évaluer la contribution relative de l'apprentissage individuel ou social dans la propagation et la persistance d'un nouveau comportement au sein d'un groupe. Pour cela, elle se base sur des données à long terme portant sur l'acquisition du comportement par de jeunes individus lors de leur développement, le taux et les chemins de diffusion du comportement dans le groupe en fonction de la proximité sociale des individus, et l'éventuelle transformation du comportement au fil du temps (Coussi-Korbel & Frigaszy 1995 ; Lefebvre 1995). Cependant, d'un point de vue conceptuel, certains auteurs soulignent que la notion même de culture reste sujette à caution tant qu'il n'y a pas de preuves empiriques que la transmission et le maintien du comportement nouveau dans le groupe reposent sur des bases sociales et non génétiques (Fragaszy & Perry 2003 ; Galef 2004). Ainsi, la troisième approche dite « expérimentale » s'attache à déterminer expérimentalement la nature du processus d'apprentissage social qui sous-tend le soi-disant comportement culturel observé sur le terrain, par le biais de manipulation de l'environnement social ou physique dans les conditions contrôlées du milieu captif, ou semi-contrôlées lors d'expériences en milieu naturel. Finalement, avec l'accumulation de preuves convergentes issues des différentes approches, la probabilité d'être en présence d'un phénomène culturel tend à augmenter, tandis que les interprétations alternatives sont de moins en moins plausibles (Van Schaik 2003).

Liste des 45 patterns de comportement de manipulation de pierres observés chez les macaques japonais et classés par type d'activité (Leca & al. 2007). (Tableau 1)

| Catégorie | Nom | Définition |
|---|---|---|
| Activités d'investigation | <ul style="list-style-type: none"> Déplacer en bouche Lécher Mettre en bouche Mordre Renifler Saisir Tenir | <ul style="list-style-type: none"> Faire bouger une pierre dans sa bouche avec la langue et/ou la main Lécher une pierre tenue en main Introduire une pierre dans sa bouche et la maintenir à l'intérieur un moment Mordre dans une pierre tenue en main Renifler une pierre tenue en main Saisir une pierre dans la main et la lâcher aussitôt après Ramasser une pierre et la maintenir dans la main un moment, éloignée du reste du corps |
| Activités de locomotion | <ul style="list-style-type: none"> Jeter en marchant Pousser (ou tirer) Se déplacer avec Transporter Transporter en bouche | <ul style="list-style-type: none"> Jeter une pierre à moins d'un mètre vers l'avant et la ramasser, de façon répétée, tout en marchant Pousser (ou tirer) une pierre avec une ou deux mains en marchant vers l'avant (ou en arrière) Se déplacer avec une (des) pierre(s) tenue(s) dans la paume d'un(e) ou deux mains/pieds Transporter d'un endroit à un autre une (des) pierre(s) tenue(s) en main ou contre son corps Transporter d'un endroit à un autre une (des) pierre(s) introduite(s) en bouche |
| Activités de collecte | <ul style="list-style-type: none"> Ramasser Rassembler Saisir des gravillons Saisir et lâcher Serrer contre soi Serrer en main | <ul style="list-style-type: none"> Prendre une pierre d'une main et la placer dans le creux de l'autre main Rassembler des pierres en un tas placé devant soi Saisir des gravillons entre le pouce et de l'index et les lâcher aussitôt après, de façon répétée Saisir une pierre dans la main et la lâcher aussitôt après, de façon répétée Tenir une (des) pierre(s) dans le creux de la main et la (les) serrer contre son ventre Serrer entre ses doigts (paume de la main vers le bas) une (un tas de) pierre(s) placé(e) devant soi |
| Activités sonores (de percussion ou de frottement) | <ul style="list-style-type: none"> Balayer Claquer Combiner avec objet Eparpiller Faire sauter Frapper Frotter avec la bouche Frotter en bouche Frotter ensemble Frotter/rouler Gifler Gifler en bouche Percuter Percuter en bouche | <ul style="list-style-type: none"> Frapper une pierre contre une autre dans un geste de balayage alternatif des deux mains Faire claquer une pierre contre une autre dans un geste symétrique d'applaudissement Combiner (frapper ou frotter) une pierre avec un autre objet (nourriture, morceau de bois, de métal) Eparpiller des pierres placées devant soi dans un geste répété de balayage avec la main Faire sauter une (des) pierre(s) dans le creux de la main en l'agitant verticalement de façon répétée Frapper une pierre contre un substrat (sol, dalle, branche) Tenir une pierre dans la bouche et la frotter contre un substrat (sol, dalle, branche) Frotter une pierre contre une autre tenue immobile dans la bouche Tenir une pierre dans chaque main et les frotter l'une contre l'autre Frotter une pierre contre ou la faire rouler sur un substrat (sol, dalle, branche) Tenir une pierre d'une main et la gifler de l'autre avec la paume ou le bout des doigts Tenir une pierre dans la bouche et la gifler avec la paume de la main ou le bout des doigts Frapper une pierre contre une autre tenue immobile dans l'autre main Frapper une pierre contre une autre tenue immobile dans la bouche |
| Autres activités manipulatoires complexes | <ul style="list-style-type: none"> Combiner avec corps Envelopper Faire tourner Frotter avec la main Lancer Lancer et bondir Lancer et courir Lancer et se balancer Laver Mettre dans l'eau Retourner Rouler en mains Toiletter avec | <ul style="list-style-type: none"> Frotter une pierre contre ou la faire rouler sur une partie de son corps en se toiletant Envelopper une pierre avec une feuille d'arbre, des brindilles, un morceau de tissu ou de plastique Faire tourner une pierre sur elle-même au sol comme une toupie avec une ou deux mains Tenir une pierre dans une main et la frotter avec la paume de l'autre main Saisir une pierre dans la main et la lancer en l'air à plus d'un mètre (vers l'arrière ou à la verticale) Lancer une pierre et aussitôt après faire des bonds répétés sur soi-même à la verticale Lancer une pierre et aussitôt après courir droit devant soi Lancer une pierre et aussitôt après balancer le haut du corps de haut en bas ou de gauche à droite Frotter une pierre dans l'eau avec la paume des mains Saisir une pierre et la lâcher dans l'eau (flaque, étang, cours d'eau) Retourner une pierre plate d'une face à l'autre (gestes de supination et pronation des deux mains) Faire rouler une (des) pierre(s) entre ses mains ouvertes Frotter une pierre contre ou la faire rouler sur une partie du corps d'un congénère en le toiletant |

Exemples de patterns de manipulation de pierres observés chez des macaques japonais. (Fig. 1a)



© J.-B. Leca



© J.-B. Leca

Serrer contre soi (jeune à gauche, adulte à droite)



© J.-B. Leca

Serrer en main



© J.-B. Leca

Rassembler



© N. Günst

Frotter ensemble



© N. Günst

Éparpiller



© N. Günst

Pousser



© N. Günst

Frotter avec la main



© J.-B. Leca

Exemples de manipulation de pierres lors d'interaction sociale de jeu (ci-dessus) ou de toilettage (ci-contre) (Fig. 1b)

Cependant, c'est un fait que très peu de comportements bénéficient des trois approches de façon concomitante et complémentaire. Le comportement de manipulation de pierres (« stone handling » en anglais : cf. Huffman & Quiatt 1986) fait figure d'exception. Observé pour la première fois à la fin des années 1970, chez un membre du groupe de macaques japonais vivant à Arashiyama, sur les montagnes entourant la ville de Kyoto, il s'est transmis socialement, et au fil des années, à l'ensemble du groupe et est désormais maintenu à travers les générations. C'est à ce jour l'un des comportements culturels les plus étudiés, et par conséquent l'un des mieux connus chez les primates non-humains (Huffman & al. 2008). L'objectif de cet article est de démontrer comment une approche intégrée de ce comportement, prenant en considération des études comparatives, longitudinales, et expérimentales, a permis de caractériser la nature culturelle de cette pratique.

Aspects structurels et fonctionnels du comportement de manipulation de pierres

D'un point de vue structurel, le comportement de manipulation de pierres consiste pour un individu à utiliser principalement ses mains (occasionnellement en combinaison avec ses pieds et sa bouche) dans le but de manipuler une ou plusieurs pierres de différentes façons (Huffman 1984). On compte actuellement 45 modèles différents chez le macaque japonais, également appelés « patterns » ou « variantes » (Leca & al. 2007a). Certains modèles sont simples et nécessitent l'action d'une seule main, tels que « lécher » (lécher une pierre tenue en main) ou « serrer contre soi » (tenir une (des) pierre (s) dans le creux de la main et la (les) serrer contre son ventre), tandis que d'autres sont plus élaborés et



© J.-B. Leca

nécessitent l'action coordonnée des deux mains, avec parfois la différenciation des rôles de chaque main, lors des actions de « percuter » (frapper une pierre contre une autre tenue immobile dans l'autre main) ou « frotter avec la main » (tenir une pierre dans une main et la frotter avec la paume de l'autre main) (Tableau 1 et Figure 1a).

Certains modèles présentent un haut degré de complexité comportementale en termes de structure séquentielle des mouvements accomplis et de contrôle moteur de certaines actions impliquant des prises manuelles de force et de précision (Leca & al. 2007b, 2011). Le développement des fonctions motrices durant la période juvénile, puis leur détérioration liée à la sénescence, expliquent en grande partie l'augmentation puis la diminution de la complexité des patterns exprimés en fonction de l'âge des individus (Nahallage & Huffman 2007a ; Leca & al. 2011). Un épisode de manipulation de pierres dure entre deux et trois minutes en moyenne, au cours desquelles un individu enchaîne en général plusieurs patterns différents (Leca & al. 2007b). Cependant, d'après Leca (Leca & al. 2011), le comportement de manipulation de pierres dans son ensemble n'est pas structurellement aussi complexe, du point de vue des séquences opératoires, que l'utilisation d'outils en pierre pour casser des noix ou des coquillages, ainsi qu'il l'a été observé chez le chimpanzé, le capucin brun, ou le macaque crabier (Matsuzawa 1996 ; Fragaszy & al. 2004 ; Gumert & al. 2009). Une analyse de la latéralisation manuelle lors de la manipulation de pierres a montré, au niveau individuel, un biais latéral significatif chez certains individus pour un pattern en particulier (« préférence manuelle »), et chez d'autres individus pour la majorité des patterns observés (« spécialisation manuelle »).

Au niveau du groupe, la plupart des sujets sont soit significativement, mais incomplètement latéralisés, soit complètement latéralisés pour certains patterns en particulier (« spécialisation de patterns »), mais ni significativement ni complètement latéralisés pour tous les patterns (pas de latéralisation de l'ensemble des membres du groupe) (Leca & al. 2010b).

L'activité de manipulation de pierres chez le macaque japonais est essentiellement solitaire : en règle générale, le manipulateur est seul face à ses pierres qui focalisent une grande partie de son attention et qu'il transporte souvent avec lui lorsqu'un congénère s'approche un peu trop près. En revanche, il est fréquent d'observer plusieurs manipulateurs à quelques mètres de distance les uns des autres, chacun affairé sur son propre tas de pierres. Dans de telles circonstances, des interactions de supplantations (au cours desquelles un individu dominant prend la place d'un individu subordonné autour d'un tas de pierres), ou des vols de pierres entre individus de rangs sociaux différents, peuvent se produire. Enfin, le comportement de manipulation de pierres peut occasionnellement être intégré à des interactions sociales de jeu ou de toilettage entre partenaires (Leca & al. 2008a ; Figure 1b).

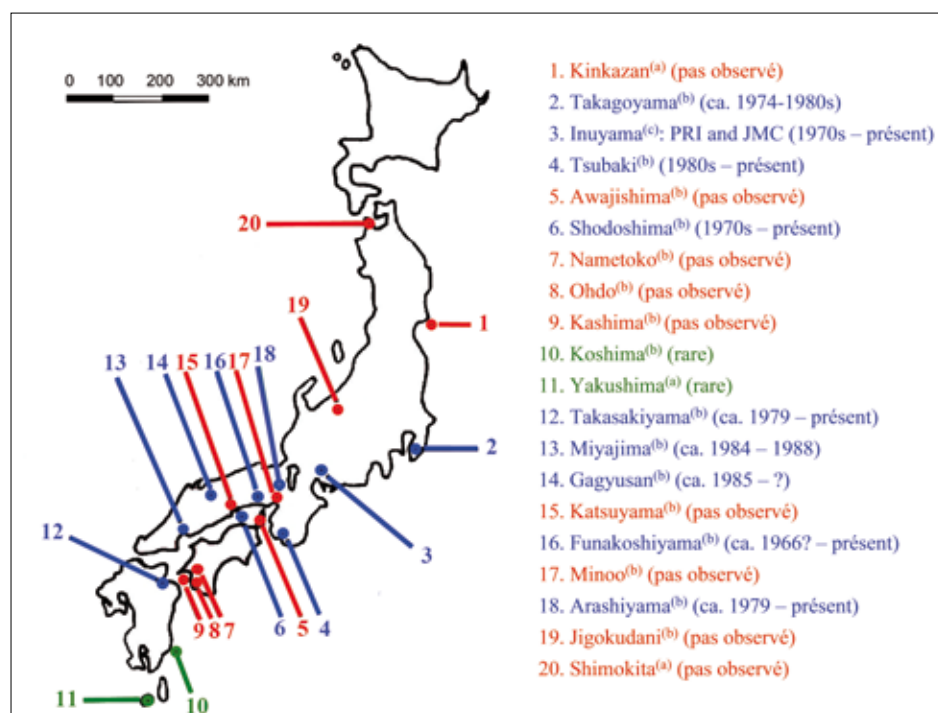
D'un point de vue fonctionnel, le comportement de manipulation de pierres est une forme de jeu non pas social, mais individuel, et spécifiquement dirigé sur des objets particuliers, en l'occurrence des pierres. C'est une activité manipulative apparemment ludique et essentiellement non-instrumentale (Huffman 1984, 1996). À l'exception du pattern consistant à lancer une pierre en l'air, et qui pourrait accroître l'effet d'intimidation lors d'une parade agonistique (Leca & al. 2008 ; voir ci-après pour plus détails), les pierres manipulées ne servent pas d'agents de médiation d'une action, ni d'outils, et aucun autre pattern de manipulation de pierres ne présente d'avantage direct en termes de survie, ni de fonction immédiate.

Il est cependant intéressant de constater que dans les groupes de macaques japonais vivant en milieu naturel, à ceci près qu'ils sont fréquemment approvisionnés par les humains pour les attirer autour d'espaces ouverts régulièrement visités par des touristes (les fameux « *monkey parks* » japonais¹), le comportement de manipulation de pierres se produit le plus souvent dans les 15 ou 20 minutes qui suivent la distribution de nourriture. La plupart des singes restent alors assis autour de l'aire de nourrissage et mastiquent les quelques grains de céréales qu'ils ont rapidement stockés dans leurs bajoues. C'est durant cette période qu'ils commencent à manipuler les pierres, et ce jusqu'à ce qu'ils aient ingéré toute la nourriture présente dans leurs bajoues. C'est ce lien temporel étroit entre mastication et manipulation des pierres qui a conduit les chercheurs à suggérer que le comportement de manipulation de pierres serait une activité de déplacement associée à la recherche alimentaire, une extension de comportements qui, dans un contexte plus naturel, seraient dirigés sur des objets alimentaires (feuilles, fruits, insectes, etc.) plutôt que sur des pierres (Huffman 1996 ; Leca & al. 2008b). Un autre aspect motivationnel sous-jacent à la manipulation de pierres serait aussi de permettre une décharge des surplus d'énergie et de désœuvrement accumulés par des animaux qui, du fait de l'approvisionnement, n'ont plus à rechercher l'essentiel de leur nourriture par eux-mêmes (Leca & al. 2008b). Parallèlement, le comportement de manipulation de pierres n'a pas, jusqu'à ce jour, été observé chez des macaques sauvages, dont la principale préoccupation quotidienne est de se déplacer pour trouver à se nourrir.

Approche comparative

Variations inter-groupes du comportement de manipulation de pierres

Entre 2003 et 2005, une procédure d'observation standardisée, alternant des enregistrements vidéo de 15 minutes au niveau individuel (échantillonnage focal), et des relevés d'activité au niveau du groupe (échantillonnage instantané : cf. Altmann 1974) a permis la comparaison systématique du contexte d'expression, de la fréquence, et de la forme du comportement de manipulation de pierres dans 10 groupes de macaques japonais. Plus précisément, 4 groupes maintenus captifs au Primate Research Institute et au Japan Monkey Centre situés à Inuyama (Préfecture d'Aichi), et 6 groupes approvisionnés, mais vivant en milieu naturel dans quatre sites géographiquement isolés les uns des autres sur l'archipel Japonais, ont été comparés : Arashiyama (Préf. de Kyoto), Koshima (Préf. de Miyazaki), Shodoshima (Préf. de Kagawa), et Takasakiyama (Préf. d'Oita). Entre 1996 et 2009, la comparaison a été étendue, mais de façon moins systématique (par des enregistrements vidéo collectés ad libitum et par le biais de questionnaires adressés aux chercheurs et membres du personnel des parcs) à 15 sites supplémentaires au Japon : Awajishima et Funakoshiyama (Préf. de Hyogo), Gagyusan et Katsuyama (Préf. d'Okayama), Jigokudani (Préf. de Nagano), Kashima et Nametoko (Préf. d'Ehime), Kinkazan (Préf. de Miyagi), Minoo (Préf. d'Osaka), Miyajima (Préf. d'Hiroshima), Ohdo (Préf. de Kochi), Shimokita (Préf. d'Aomori), Takagoyama (Préf. de Chiba), Tsubaki (Préf. de Wakayama) et Yakushima (Préf. de Kagoshima) (Figure 2).



Carte du Japon montrant des différences inter-sites dans la présence régulière (avec dates d'apparition, de disparition éventuelle, ou de présence actuelle), la présence occasionnelle, ou l'absence de comportement de manipulation de pierres chez le macaque japonais.

a - groupes sauvages

b - groupes vivant en milieu naturel mais approvisionnés pendant plusieurs années

c - groupes captifs

Sources : Tsuji (comm. pers.) :

2-5-12-14-18-19-20 ;

Huffman & Hirata (2003),

3-6-10-12-18 ;

Leca & al. 2007, 4-13-16-17 ;

Leca (données non publiées),

7-8-9 ; Matsubara & Tsuji

(comm. pers.), 11 ;

MacIntosh (comm. pers.), 15 ;

Nakamichi (comm. pers.).

(Fig. 2)

Fréquence d'expression des 45 patterns de CMP observés chez les macaques japonais en fonction du groupe d'étude. (Tableau 2)

| Patterns de CMP | Groupes d'étude | | | | | | | | | |
|---|-----------------|-------|-------|-----|-------------------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | Captif | | | | En milieu naturel | | | | | |
| | Ara.A | Wak.A | Takh. | JMC | Kosh | Ara.E | Sho.A | Sho.B | Tak.B | Tak.C |
| Activités d'investigation | | | | | | | | | | |
| Déplacer en bouche | - | H | H | P | - | P | (-) | (-) | P | P |
| Lécher | P | H | F | P | P | P | (-) | (-) | P | P |
| Mettre en bouche | P | H | H | P | - | P | H | P | P | P |
| Mordre | P | F | F | P | F | H | H | P | P | H |
| Renifler | F | F | F | H | P | H | P | P | H | H |
| Saisir | F | P | P | P | P | P | P | (-) | (-) | P |
| Tenir | P | H | P | P | P | H | H | P | H | H |
| Activités de locomotion | | | | | | | | | | |
| Jeter en marchant | P | P | F | P | - | H | (-) | (-) | P | P |
| Pousser (ou tirer) | - | F | H | P | P | H | P | P | P | P |
| Se déplacer avec | P | F | F | H | P | F | H | P | H | H |
| Transporter | - | F | H | H | P | F | H | H | H | H |
| Transporter en bouche | - | H | F | P | - | P | P | O | P | P |
| Activités de collecte | | | | | | | | | | |
| Ramasser | F | P | F | P | P | H | H | P | H | H |
| Rassembler | P | F | F | P | P | F | H | H | H | H |
| Saisir des gravillons | - | - | H | - | - | H | (-) | (-) | P | P |
| Saisir et lâcher | - | - | P | - | - | P | P | (-) | P | H |
| Serrer contre soi | F | E | F | H | F | F | H | H | H | H |
| Serrer en main | P | F | F | H | P | F | H | H | H | H |
| Activités sonores (de percussion ou de frottement) | | | | | | | | | | |
| Balayer | - | P | P | - | - | P | (-) | (-) | P | H |
| Claquer | P | P | H | H | - | - | P | P | P | P |
| Combiner avec objet | - | P | F | P | - | H | (-) | P | (-) | P |
| Eparpiller | P | H | F | P | P | F | H | P | H | H |
| Faire sauter | - | - | P | P | - | P | (-) | P | P | P |
| Frapper | - | P | H | H | - | P | P | (-) | (-) | H |
| Frotter avec la bouche | - | P | P | - | - | - | (-) | (-) | (-) | (-) |
| Frotter en bouche | - | P | P | - | - | - | (-) | (-) | (-) | P |
| Frotter ensemble | - | H | F | P | - | F | P | P | H | H |
| Frotter/rouler | F | F | F | H | P | H | H | H | H | H |
| Gifler | - | - | H | P | - | - | (-) | (-) | (-) | (-) |
| Gifler en bouche | - | - | P | - | - | - | (-) | (-) | (-) | (-) |
| Percuter | - | H | F | P | - | P | P | P | P | H |
| Percuter en bouche | - | P | P | - | - | - | (-) | (-) | (-) | P |
| Autres activités manipulatoires complexes | | | | | | | | | | |
| Combiner avec corps | - | H | P | P | - | P | (-) | P | (-) | (-) |
| Envelopper | - | - | H | - | - | - | (-) | (-) | (-) | (-) |
| Faire tourner | - | - | P | - | - | - | (-) | (-) | (-) | (-) |
| Frotter avec la main | P | H | F | H | P | H | H | H | P | P |
| Lancer | - | P | P | P | - | - | (-) | (-) | (-) | (-) |
| Lancer et bondir | - | - | H | - | - | - | (-) | (-) | (-) | (-) |
| Lancer et courir | - | - | P | P | - | - | (-) | (-) | (-) | (-) |
| Lancer et se balancer | - | - | P | - | - | - | (-) | (-) | (-) | (-) |
| Laver | - | - | P | P | - | H | (-) | (-) | (-) | (-) |
| Mettre dans l'eau | - | - | PP | - | - | P | (-) | (-) | (-) | (-) |
| Retourner | - | P | H | - | - | P | (-) | (-) | P | (-) |
| Rouler en mains | P | H | F | P | P | H | P | P | H | H |
| Toiletter avec | - | - | - | - | - | - | P | (-) | (-) | (-) |
| Nb total de patterns | 17 | 32 | 44 | 31 | 16 | 32 | 23 | 22 | 27 | 31 |
| Fréq. CMP/h | 0,2 | 1,5 | 3,4 | 2,1 | 0,1 | 2,2 | 0,9 | 1,9 | 5,9 | 7,8 |

Ara.A : Arashiyama A ;
 Wak.A : Wakasa A ;
 Takh. : Takahama ;
 JMC : Japan Monkey Centre ;
 Kosh. : Koshima ;
 Ara.E : Arashiyama E ;
 Sho.A et Sho.B : Shodoshima A et B ;
 Tak. B et Tak.C : Takasakiyama B et C.

F : Fréquent (exprimé par au moins 90% des individus échantillonnés dans au moins une classe d'âge, ou au moins 70% des individus échantillonnés dans au moins deux classes d'âge)
 H : Habituel (observé au moins trois fois chez plusieurs individus)
 P : Présent (observé au moins une fois)
 - : Absent (pas observé en au moins 90 heures d'observation)
 (-) : Inconnu (pas observé, mais absence incertaine car moins de 90 heures d'observation)

Nb. tot. patterns : Nombre total de patterns exprimés (F, H, ou P) dans chaque groupe
 Fréq. CMP/h : Fréquence des sessions de CMP par heure d'observation.

L'analyse de 1950 heures d'observation cumulées, dont 1280 heures de données enregistrées sur vidéo, a permis d'établir le répertoire complet des 45 patterns de manipulation de pierres. Elle a également révélé des variations substantielles entre les groupes de macaques japonais, nommées « cultures de manipulation de pierres », avec des variantes comportementales locales fréquentes ou habituelles dans certains groupes, et rares ou même absentes dans d'autres (bien que les conditions environnementales rendent leur expression possible), ainsi que des patterns de manipulation de pierres observés chez une majorité des membres de certains groupes, tandis qu'ils sont idiosyncrasiques dans d'autres (Leca & al. 2007a ; Tableau 2). Ainsi, chaque groupe possède son propre profil de patterns de manipulation de pierres. Par ailleurs, l'analyse de la distribution géographique de certaines catégories de patterns de manipulation de pierres a montré que les groupes voisins vivant sur les mêmes sites présentent des profils de patterns de manipulation de pierres beaucoup plus proches que ceux des groupes vivants dans des sites différents. Ce résultat suggère l'existence de « zones culturelles » au sein desquelles l'observation entre membres de deux groupes voisins et le transfert de mâles d'un groupe à l'autre pourraient expliquer certaines similitudes dans les patterns de manipulation de pierres (Leca & al. 2007a).

Absence de déterminants génétiques majeurs dans les variations du comportement de manipulation de pierres

L'hypothèse génétique comme alternative à l'origine culturelle de telles variations ne semble pas être étayée par les faits. Premièrement, parmi les 10 groupes de macaques japonais systématiquement comparés, neuf appartiennent à la sous-espèce *Macaca fuscata fuscata*, la plus largement distribuée au sein de l'archipel Japonais (présente sur les grandes îles de Honshu, Shikoku, et Kyushu), et un groupe appartient à la sous-espèce *M. f. yakui*, endémique à la petite île de Yakushima, à la limite méridionale de la distribution de l'espèce (cf. Fooden & Aimi 2005). Les résultats montrent que les patterns de manipulation de pierres varient autant entre les groupes de la même sous-espèce qu'entre les deux sous-espèces elles-mêmes (Leca & al. 2007a).

Deuxièmement, l'existence du comportement de manipulation de pierres dans un groupe captif de macaques rhésus maintenu au Primate Research Institute, à Inuyama au Japon (*Macaca mulatta* : Nahallage & Huffman 2008a) et dans un groupe de macaques crabiers vivant en milieu naturel dans la Sacred Monkey Forest à Ubud, à Bali en Indonésie (*M. fascicularis* : Leca, obs. pers.), confirme la prédiction que des espèces proches phylogénétiquement partagent une propension comportementale à la manipulation de pierres (Huffman & Hirata 2003). À l'exception d'une seule variante, tous les patterns de manipulation de pierres exprimés par le macaque rhésus sont également présents chez le macaque japonais, et il n'y a pas de preuve évidente que les quelques variations observées soient attribuables à des différences inhérentes à ces deux espèces (Nahallage & Huffman 2008a). Par conséquent, les actions motrices constituant la plupart des patterns de manipulation de pierres seraient des prédispositions comportementales acquises au cours de l'évolution, et donc déjà présentes dans l'éthogramme du genre *Macaca* (Huffman & Hirata 2003).

Troisièmement, des données récentes sur l'évolution comparée des populations de macaques japonais, notamment leur distribution géographique, leurs continuités et discontinuités évolutives, les patterns de migration, et la variabilité génétique, ont montré

d'importantes variations géographiques dans l'ADN mitochondrial de cette espèce (Hayasaka & al. 1991 ; Fooden & Aimi 2005). Bien que le rôle des gènes dans l'expression de catégories comportementales générales telles que la capacité à manipuler des pierres ou à utiliser des outils soit indéniable, celui des différences génétiques intraspécifiques dans l'apparition de variantes comportementales locales, telles que la dextérité manuelle nécessaire à faire claquer une pierre contre une autre, semble beaucoup plus discutable.

Au vu des analyses comparatives au niveau de l'espèce, de la sous-espèce et des populations, des prédispositions comportementales communes à des taxons phylogénétiquement proches, et des connaissances sur le déterminisme génétique, il est raisonnable de considérer que les facteurs génétiques et phylogénétiques ont un rôle mineur dans les variations du comportement de manipulation de pierres entre les groupes de macaques (Leca & al. 2007a ; Nahallage & Huffman 2008a).

Le rôle des facteurs environnementaux dans les variations du comportement de manipulation de pierres

Le comportement de manipulation de pierres convient particulièrement à la méthode d'élimination. Étant donné que ce comportement n'a pas de valeur adaptative et que la forme des différentes variantes comportementales est arbitraire (contrairement à l'utilisation de pierres comme outils, il n'y a pas d'« erreur » possible dans la manipulation non-instrumentale de pierres), il est d'autant plus facile d'écarter les facteurs environnementaux comme sources potentielles de variations inter-groupes (Leca & al. 2008a). Parmi les différences écologiques susceptibles d'avoir un effet sur le comportement de manipulation de pierres, les plus évidentes sont le degré de terrestrialité des macaques, la disponibilité locale en pierres, et les contraintes liées à l'approvisionnement alimentaire.

Bien que le comportement de manipulation de pierres soit une activité quasi-exclusivement terrestre, les analyses comparatives entre les groupes montrent que le pourcentage de temps passé au sol par les individus et le nombre de pierres disponibles ne sont pas associés de façon significative aux différences inter-groupes de fréquence de ce comportement. En outre, il n'y a pas de corrélation statistiquement significative entre la taille des pierres manipulées et la taille des pierres disponibles (Leca & al. 2008a). L'absence de preuves évidentes en faveur des hypothèses de la terrestrialité et de la disponibilité en pierres suggère que les mécanismes motivationnels sous-jacents à l'expression du comportement de manipulation de pierres sont plus divers et plus complexes que des relations causales directes avec le temps que les singes passent au sol ou le nombre de pierres présentes dans leur environnement. Cependant, cela ne signifie pas que des changements locaux majeurs dans la disponibilité en pierres ou en substrats particuliers (dalles en ciment, structures métalliques) pouvant servir de support au comportement de manipulation de pierres seraient sans effet sur la probabilité d'apparition de ce comportement ou la fréquence de certains patterns dans un groupe donné.

L'influence de l'approvisionnement des singes en nourriture sur le comportement de manipulation de pierres montre qu'il existe des circonstances environnementales favorables à l'émergence, la propagation, et la transformation de ce comportement au sein d'un groupe (Leca & al. 2008b ; Nahallage & Huffman 2008b). Il est indéniable que le nourrissage régulier des macaques japonais affecte, de manière générale, le temps qu'ils consacrent à leurs différentes activités quotidiennes (Huffman 1991 ;

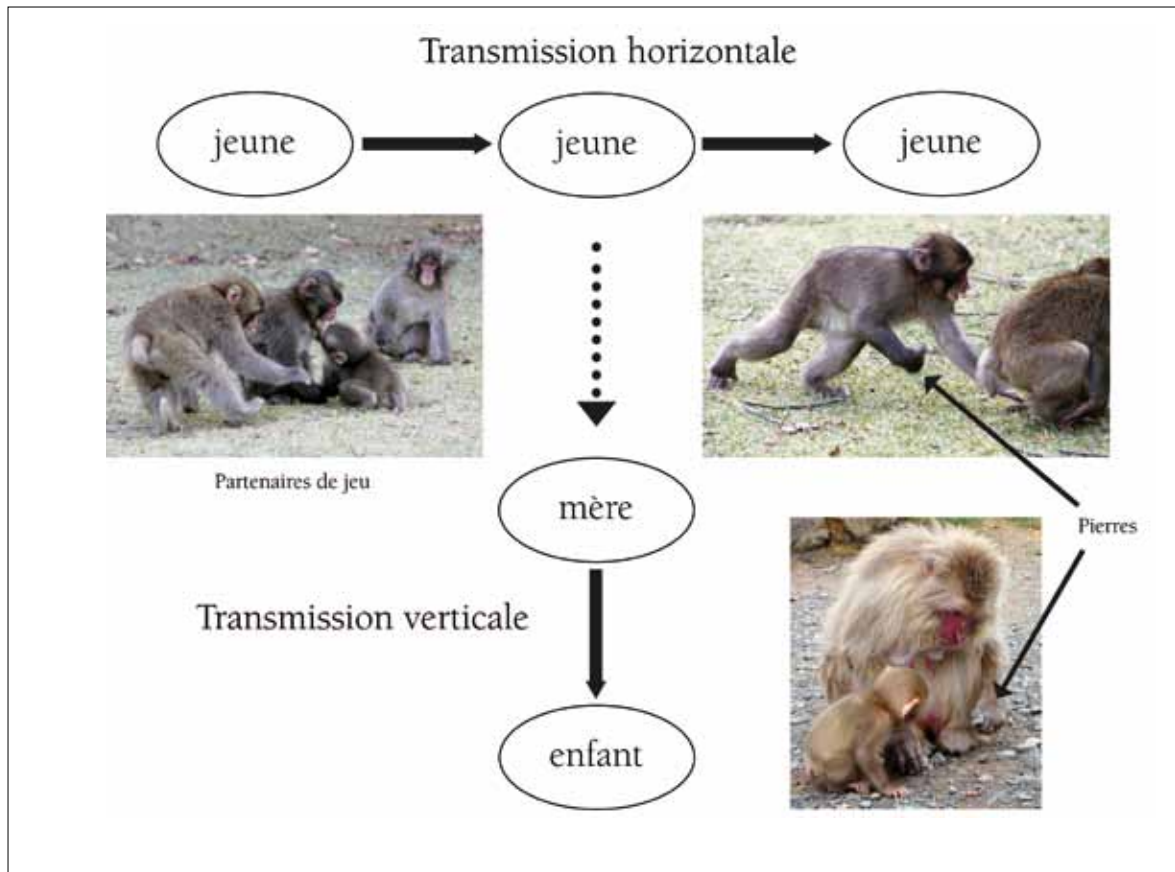
Huffman & Hirata 2003 ; Jaman & Huffman 2008 ; Leca & al. 2008b). En nourrissant les singes, on leur donne aussi du « temps libre », car ils passent moins de temps à fourrager que leurs congénères sauvages. Par ailleurs, en attirant les singes dans les espaces ouverts que sont les sites d'approvisionnement, où de nombreuses pierres jonchent le sol et où un grand nombre d'individus peuvent se rassembler et s'observer, on favorise les conditions de coordination et de contagion comportementale au niveau du groupe. Dans un tel contexte, la vue d'un individu innovateur commençant à manipuler des pierres pourrait augmenter, par effet d'amplification, la probabilité d'autres membres du groupe à s'engager dans le même comportement. Ainsi, le nourrissage est susceptible d'accroître les chances d'apparition et de diffusion, ou du moins d'expression du comportement de manipulation de pierres.

L'analyse comparative montre que les contraintes de l'approvisionnement alimentaire, telles que la fréquence des nourrissages, la durée de la disponibilité en grains de céréales distribués, et la taille des grains affectent considérablement l'activité alimentaire d'un groupe donné, ce qui en retour, pourrait influencer sur différents aspects du comportement de manipulation de pierres. Dans les groupes nourris plusieurs fois par jour, ce comportement est plus fréquent, dure plus longtemps, et s'observe chez un plus grand pourcentage d'individus pendant la période de nourrissage que pendant les autres périodes de la journée. Ces effets de l'approvisionnement sur le comportement de manipulation de pierres ne sont pas significatifs dans les groupes nourris moins fréquemment (Leca & al. 2008b). En outre, ce comportement est plus souvent intégré aux activités alimentaires (par exemple, en frottant ensemble des pierres et des enveloppes de cacahuètes sur le sol) dans les groupes nourris plusieurs fois par jour que dans les groupes nourris moins fréquemment. Ainsi, le contexte d'expression, la fréquence, et la forme du comportement de manipulation de pierres dans un groupe donné sont directement influencés par les conditions de nourrissage (Leca & al. 2008b). Cependant, l'effet de l'approvisionnement sur ce comportement ne contredit en rien l'interprétation culturelle de ce comportement, dont la diffusion au sein du groupe et le maintien d'une génération à l'autre dépendent de mécanismes sociaux (Huffman 1984 ; Nahallage & Huffman 2007b ; Leca & al. 2010c), ce qui, d'après certains auteurs, constitue une preuve suffisante de tradition comportementale (Perry & Manson 2003).

En résumé, l'approche comparative a révélé une importante variabilité du comportement de manipulation de pierres entre différents groupes de macaques japonais, avec un rôle limité des facteurs génétiques et environnementaux. Ainsi, au même titre que les différences géographiques dans certains comportements des chimpanzés, une telle variation peut être considérée comme culturelle, dans la mesure où des explications alternatives de type environnementales ou génétiques ne sont guère probantes (*cf.* Whiten & al. 2001).

Approche longitudinale

Le groupe de macaque japonais vivant sur la montagne d'Arashiyama, en périphérie de la ville de Kyoto, au centre du Japon, est un des groupes de primates les plus étudiés et donc les mieux connus au monde. Les singes y sont nourris depuis la fin des années 1940, ce qui a facilité leur habituation à la présence de l'homme. Dès lors, tous les

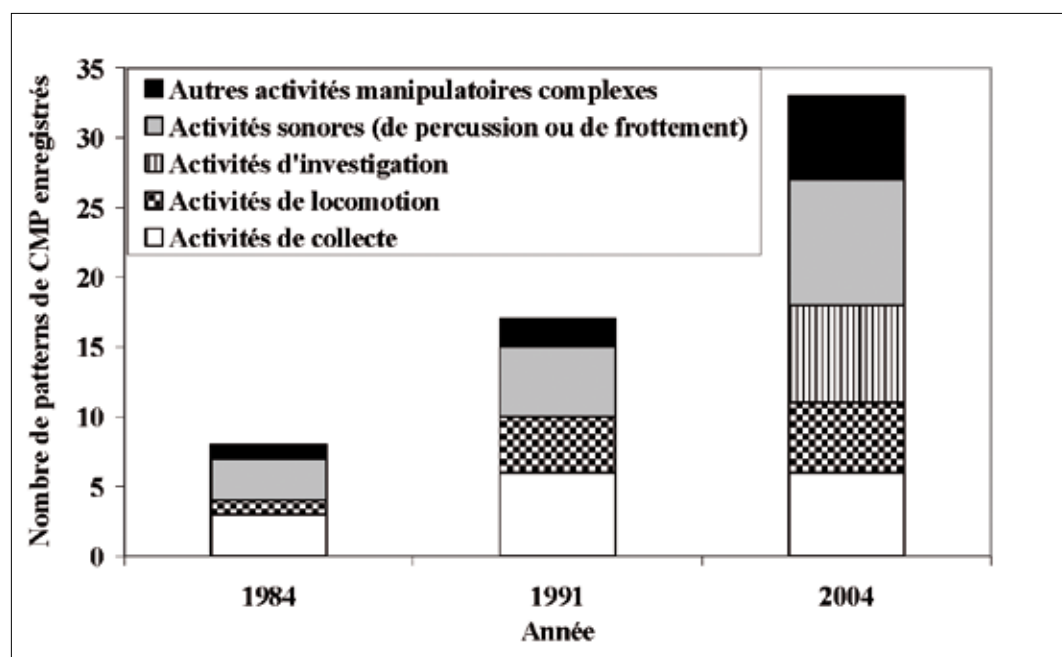


Les deux modes de transmission successifs impliqués dans la propagation du CMP au sein du groupe d'Arashiyama. (Fig. 3)

membres du groupe ont été individuellement identifiés sur plusieurs générations successives, et des relevés socio-démographiques détaillés sur les naissances, les décès, les transferts, et la hiérarchie de dominance sont effectués chaque année. Des chercheurs Japonais et internationaux ont ainsi pu bénéficier de cet inestimable suivi longitudinal pour réaliser sur ce groupe des études sur les interactions sociales, les comportements de reproduction, ou les modes de compétition alimentaire (Fedigan & Asquith 1991). Alors que ce groupe était étudié régulièrement depuis plusieurs décennies, le comportement de manipulation de pierres n'avait jamais été observé jusqu'au 7 décembre 1979, lorsqu'une femelle de 3 ans, nommée Glance-64-76, se mit à rassembler plusieurs pierres devant elle, à les éparpiller, et à les rassembler à nouveau, à la façon d'un enfant humain qui manipule des cubes (Huffman 1984). Dans les mois qui suivirent, ce nouveau comportement ludique se transmet d'abord au sein des individus de la même classe d'âge, c'est-à-dire les jeunes membres du groupe, et principalement les partenaires de jeu de l'innovatrice (on parle de « transmission horizontale »). Puis quelques années plus tard, lorsque les femelles de cette génération ont donné naissance à la suivante, leur progéniture a acquis le comportement de manipulation de pierres en observant leur mère (on parle de « transmission verticale ») (Figure 3). Au fil des années, puis des décennies, ce comportement s'est progressivement propagé à la grande majorité du groupe et de façon transgénérationnelle. Après une augmentation rapide au cours des

12 premières années, le pourcentage des membres du groupe ayant acquis le comportement de manipulation de pierres a désormais atteint un plateau : 49% en 1984, 60% en 1985, 81% en 1991, 93% en 2004, et 94% en 2008 (Huffman 1984, 1996 ; Huffman & Quiatt 1986 ; Leca & al. 2007a, 2011). En 2008, seulement 9 individus sur 141 ne pratiquaient pas ce comportement. Ce sont uniquement des individus sénescents (au-delà de 25 ans) qui, soit n'ont jamais acquis ce comportement car ils étaient trop âgés au début des années 1980 pour faire partie de la génération de l'innovatrice, soit l'ont acquis mais ne le pratique plus en raison du déclin des fonctions motrices lié à l'âge (Leca & al. 2011). Cependant, comme pour la plupart des autres comportements dits « traditionnels », il n'est nullement nécessaire que le comportement de manipulation de pierres soit présent chez 100% des membres du groupe pour être considéré comme culturel.

En revanche, il était obligatoire d'apporter des preuves de l'influence sociale dans l'acquisition de ce comportement. Ces preuves ont été obtenues grâce à une étude longitudinale menée dans des conditions semi-contrôlées au Primate Research Institute de l'université de Kyoto, à Inuyama. Au sein d'un groupe de macaques japonais élevés dans un enclos extérieur, 14 paires mère/enfant ont été suivies en continu pendant 24 mois, afin d'évaluer le rôle de l'exposition précoce à des éléments de l'environnement physique et social dans l'acquisition du comportement de manipulation de pierres par de jeunes individus naifs. Les résultats montrent que l'âge d'acquisition de ce comportement dépend plus de la qualité du principal démonstrateur (la mère en l'occurrence) que du nombre de pierres disponibles dans l'environnement local de l'enfant lors de son développement (Nahallage & Huffman 2007b). Un enfant dont la mère pratique très fréquemment le comportement de manipulation de pierres l'acquiert significativement plus tôt qu'un enfant dont la mère le pratique moins souvent, et encore plus précocement qu'un enfant dont la mère ne le pratique pas.



Évolution du nombre et des types de patterns de CMP enregistrés dans le groupe de macaques japonais d'Arashiyama entre 1984 et 2004. (Fig. 4)

À l’opposé, il n’y a pas de relation significative entre la disponibilité en pierres ou même l’exposition aux pierres des jeunes en développement et l’âge au cours duquel le comportement de manipulation de pierres est exprimé pour la première fois. Ainsi, la stimulation sociale du jeune par sa mère, comme modèle du comportement de manipulation de pierres, semble jouer un rôle plus important dans la période d’acquisition de ce comportement que les éléments de l’environnement physique (Nahallage & Huffman 2007b).

Enfin, le suivi à long terme du groupe d’Arashiyama a également permis de constater que la tradition de manipulation de pierres n’est pas figée, mais qu’au contraire elle se transforme au cours du temps. En 1984, seulement 8 patterns de manipulation de pierres étaient observés, et la plupart étaient simples dans leur forme (par exemple : ramasser, rassembler, éparpiller, ou serrer contre soi). En 1991, 9 patterns supplémentaires (soit 17 au total) étaient enregistrés, dont certains impliquaient une intégration du comportement de manipulation de pierres avec l’activité locomotrice et une plus grande complexité d’action (par exemple : se déplacer avec, jeter en marchant, pousser/tirer, saisir des gravillons, ou percuter). En 2004, 16 patterns supplémentaires (soit 33 au total) étaient recensés dans ce même groupe, avec une augmentation significative des activités sonores (de percussion ou de frottement) et d’autres activités manipulatoires complexes (par exemple : frapper, balayer, combiner avec objet, ou laver). Ainsi, en 20 ans, la taille du répertoire comportemental de manipulation de pierres a été multipliée par 4 et la complexité des patterns exprimés a largement augmenté dans le groupe de macaques japonais d’Arashiyama (Figure 4).

Au cours de la deuxième décennie qui a suivi l’apparition du comportement de manipulation de pierres, il est également devenu de plus en plus associé aux activités alimentaires des singes, et des patterns de manipulation de pierres sont parfois appliqués à la fois à des pierres et à des objets alimentaires. Désormais, à Arashiyama, il est possible de voir un macaque se déplacer au sol ou même dans les arbres avec une pierre dans la main tout en cherchant sa nourriture, frotter simultanément sur le sol des pierres et des enveloppes de cacahuètes, ou bien frapper l’un contre l’autre un morceau de patate douce et une pierre (Leca & al. 2008b). Cette accumulation de diversité et de complexité comportementales au cours du temps, ainsi qu’une diversification des contextes au cours desquels le comportement de manipulation de pierres est pratiqué sont évocatrices d’une forme de culture cumulative, et rappelle l’effet de cliquet qui lui est souvent associé (désigné en anglais sous le nom de « ratchet effect » : Tomasello 1999) ; phénomène qui empêche le retour en arrière d’un processus une fois un certain stade dépassé, et le force implicitement à aller de l’avant. C’est la preuve que la culture de manipulation de pierres se transforme au fil des générations (Huffman 1996 ; Leca & al. 2007a, 2008b).

Même si le comportement de manipulation de pierres ne remplit aucune fonction évidente à l’heure actuelle, ce comportement pourrait simplement servir, dans les conditions de faible pression de sélection qu’engendre l’approvisionnement régulier des singes, à maintenir dans une population un certain degré de diversité et de complexité comportementales associées à des pierres qui, sous réserve d’un changement des conditions environnementales, pourraient évoluer en utilisation des pierres comme outils. Si cela se produisait, on parlerait alors d’expatriation (cf. Gould & Vrba 1979) du comportement de manipulation de pierres en comportement utilitaire (Leca & al. 2008). C’est peut-être ce qui a eu lieu dans le groupe captif Takahama du Primate Research Institute, le seul groupe de macaques japonais où le pattern de lancer de pierres a été observé, et celui qui possède le plus grand répertoire de patterns de manipulation de pierres parmi tous les groupes étudiés (44 patterns contre seulement une vingtaine ou une trentaine dans les autres groupes : voir Tableau 2). En 2003, le comportement de jet

de pierres (le plus souvent vers l'arrière ou en hauteur, mais sans viser un autre individu) est apparu et s'est rapidement propagé au sein du groupe. L'analyse contextuelle montre que ce comportement servirait à amplifier l'effet des démonstrations d'intimidation, tels que le secouement des structures métalliques ou les sauts verticaux répétés avec balancement de la tête, et à ce titre, il peut être considéré comme une utilisation d'outil (Leca & al. 2008).

Approche expérimentale

Après avoir prouvé, par des observations longitudinales, l'influence sociale directe de la mère sur l'acquisition du comportement de manipulation de pierres par l'individu en développement, il restait à démontrer expérimentalement l'influence sociale indirecte des produits (ou artefacts) de ce comportement sur le maintien à long terme de cette culture. Des expériences de terrain ont été réalisées à Arashiyama afin de tester l'effet stimulateur des artefacts typiques du comportement de manipulation de pierres (de petits tas de pierres laissés sur le sol par des macaques les ayant manipulées) sur l'expression de ce comportement par d'autres membres du groupe. À l'intérieur de plusieurs aires d'expérimentation, deux types d'agencements de pierres ont été préparés par un expérimentateur : des jeux de 12 pierres rassemblées en petits tas et des jeux de 12 pierres réparties aléatoirement sur le sol (Figure 5). Les résultats montrent que les singes dirigent préférentiellement leur comportement de manipulation sur les pierres entassées plutôt que sur les pierres éparpillées. L'utilisation successive par les singes de plusieurs tas de pierres et le transport de pierres d'un tas vers un autre suggèrent l'existence de « stations de jeu » régulièrement visitées par les différents membres du groupes. Ceci démontre que les produits du comportement de manipulation de pierres engendrés par l'activité précédente d'un individu stimulent de façon indirecte (c'est-à-dire même en l'absence de ce dernier) l'activité suivante des autres congénères, et participent certainement au maintien de cette tradition (Leca & al. 2010c).

&

Finalement, l'utilisation combinée de méthodes comparatives, longitudinales, et expérimentales a permis d'explorer un comportement culturel à travers l'approche heuristique de l'éthologie moderne, c'est-à-dire en considérant, de manière distincte mais complémentaire, les différents niveaux d'explications proximales et ultimes des comportements définis par Tinbergen (1963) :

Deux types d'agencements de pierres utilisés lors des expériences de terrain, visant à tester le rôle des artefacts lithiques dans l'expression du comportement de manipulation de pierres



© J.-B. Leca

Jeu de 12 pierres rassemblées en petit tas. (Fig. 5a)



© J.-B. Leca

Jeu de 12 pierres réparties aléatoirement sur le sol. (Fig. 5b)

1) développement (acquisition du comportement de manipulation de pierres durant les premiers mois de la vie par observation du modèle maternel) ; 2) mécanismes (processus motivationnels sous-jacents à l'expression de ce comportement, notamment le lien temporel étroit entre nourrissage et manipulation de pierres comme une extension de comportements qui, dans un contexte plus naturel, seraient dirigés sur des objets alimentaires, ainsi que l'effet stimulateur des artefacts lithiques sur le déclenchement et le maintien du comportement) ; 3) fonction (le comportement de manipulation de pierres comme possible réservoir de comportements utilitaires en relation avec des pierres) ; et 4) évolution (phylogénèse des comportements de manipulation de pierres dans le genre *Macaca*). Il serait souhaitable que davantage de recherches portant sur les comportements culturels des animaux s'inspirent d'une telle approche intégrée afin de renforcer le lien, tant sur le plan méthodologique que théorique, entre l'éthologie d'une part et l'anthropologie ou l'archéologie d'autre part. Une meilleure compréhension de la signification des techniques du corps et des traditions comportementales chez les primates non humains et les hominidés est sans doute à ce prix (cf. Joulain 2000).

NOTES

Photo d'ouverture : Un macaque japonais femelle (à gauche) et son petit de cinq mois (à droite) manipulant des pierres à Arashiyama.

1. Les « Monkey Parks » japonais ont été créés dans les années 1950 à des fins économiques (les visiteurs paient pour approcher et éventuellement nourrir les singes) et éducatives (le personnel des parcs informe le public sur la biologie, l'écologie et la vie sociale des macaques japonais). Il y a quelques décennies, les îles principales de Honshu, Kyushu et Shikoku comptaient une trentaine de parcs à singes, mais on n'en compte désormais plus qu'une dizaine. La tendance générale à la fermeture des parcs est essentiellement liée aux problèmes de gestion des groupes de singes à la démographie galopante (en raison de l'approvisionnement alimentaire) qui empiètent sur les cultures agricoles et parfois les habitations.

RÉFÉRENCES

- Altmann, J. 1974 Observational study of behavior : sampling methods, *Behaviour* 49 (3) : 227-267.
- Caldwell, C. & Whiten, A. 2007 Social learning in monkeys and apes: cultural animals ? In C. J. Campbell, A. Fuentes, K.C. Mackinnon & al. (dir.) *Primates in Perspective*. Oxford : Oxford University Press, 652-664.
- Chapman, C. A. & Fedigan, L. M. 1990 Dietary differences between neighboring *Cebus capucinus* groups : local traditions, food availability or responses to food profitability ?, *Folia Primatologica* 54 : 177-186.
- Coussi-Korbel, S. & Fragaszy, D. M. 1995 On the social relation between social dynamics and social learning, *Animal Behaviour* 50 : 1441-1453.
- Fedigan, L. M. & Asquith, P. (dir.) 1991 *The Monkeys of Arashiyama : thirty-five years of research in Japan and the west*. New York : SUNY Press.
- Fooden, J. & Aimi, M. 2005 Systematic review of Japanese macaques, *Macaca fuscata* (Gray, 1870), *Fieldiana Zoology* 104 : 1-200.
- Fragaszy, D. M. & Perry, S. (dir.) 2003 Towards a biology of traditions. In *The biology of traditions : Models and evidence*. Cambridge : Cambridge University Press, 1-32.
- Fragaszy, D. M., Izar, P. Visalberghi, E. & al. 2004 Wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) use anvils and stone pounding tools, *American Journal of Primatology* 64 : 359-366.
- Galef, B. G. Jr. 2004 Approaches to the study of traditional behaviors of free-living animals, *Learning and Behavior* 32 : 53-61.

- Gould, S. J. & Vrba, E. S. 1982 Exaptation – A Missing term in the science of form, *Paleobiology* 8 : 4-15.
- Gumert, M. D., Kluck, M. & Malaivijitnond, S. 2009 The physical characteristics and usage patterns of stone axe and pounding hammers used by long-tailed macaques in the Andaman sea region of Thailand, *American Journal of Primatology* 71 : 594-608.
- Hayasaka, K., Ishida, T. & Horai, S. 1991 Heteroplasmy and polymorphism in the major noncoding region of mitochondrial DNA in Japanese monkeys : Association with tandemly repeated sequences, *Molecular Biology and Evolution* 8 : 399-415.
- Huffman, M. A. 1984 Stone-play of *Macaca fuscata* in Arashiyama B troop : transmission of a non-adaptive behavior, *Journal of Human Evolution* 13 : 725-735.
- 1991 History of Arashiyama Japanese macaques in Kyoto, Japan. In L. M. Fedigan & P. Asquith (dir.) *The Monkeys of Arashiyama : thirty-five years of research in Japan and the west*. New York : SUNY Press, 21-53.
- 1996 Acquisition of innovative cultural behaviors in non-human primates : a case study of stone handling, a socially transmitted behavior in Japanese macaques. In C. M. Heyes & B. G. Galef Jr. (dir.) *Social learning in animals : the roots of culture*. Orlando : Academic Press, 267-289.
- Huffman, M. A. & Quiatt, D. 1986 Stone handling by Japanese macaques (*Macaca fuscata*) : Implications for tool use of stones, *Primates* 27 : 413-423.
- Huffman, M. A. & Wrangham, R. W. 1994 Diversity of medicinal plant use by chimpanzees in the wild. In R. W. Wrangham, W. C. McGrew, F. B. M. de Waal & al. (dir.) *Chimpanzee cultures*. Cambridge : Harvard University Press, 129-148.
- Huffman, M. A. & Hirata, S. 2003 Biological and ecological foundations of primate behavioral tradition. In D. M. Fragaszy & S. Perry (dir.) *The Biology of traditions : models and evidence*. Cambridge : Cambridge University Press, 267-296.
- Huffman, M. A., Nahallage, C. A. D. & Leca, J.-B. 2008 Cultured monkeys, social learning cast in stones, *Current Directions in Psychological Science* 17 : 410-414.
- Hunt, G. R. & Gray, R. D. 2003 Diversification and cumulative evolution in New Caledonian crow tool manufacture, *Proceedings of The Royal Society B-Biological Sciences* 270 : 867-874.
- Imanishi, K. 1952 Evolution of humanity. In *L'Homme*. Tokyo : Mainichi-Shinbun-sha, 36-94.
- Jaman, F. M. & Huffman, M. A. 2008 Enclosure environment affects the activity budgets of captive Japanese macaques (*Macaca fuscata*), *American Journal of Primatology* 70 : 1133-1144.
- Joulian, F. 2000 Techniques du corps et traditions chimpanzières, *Terrain* 34 : 37-54.
- Kawai, M., Watanabe, K. & Mori, A. 1992 Pre-cultural behaviors observed in free-ranging Japanese monkeys on Koshima islet over the past 25 years, *Primate Report* 32 : 143-153.
- Kawamura, S. 1959 The process of sub-culture propagation among Japanese macaques, *Primates* 2 : 43-60.
- Laland, K. N. & Hoppitt, W. 2003 Do animals have culture ?, *Evolutionary Anthropology* 12 : 150-159.
- Leca, J.-B., Gunst, N., Watanabe, K. & al. 2007 A New case of fish-eating in Japanese macaques : Implications for social constraints on the diffusion of feeding innovation, *American Journal of Primatology* 69 : 821-828.
- Leca, J.-B., Nahallage, C. A. D., Gunst, N. & al. 2008 Stone-throwing by Japanese macaques : form and functional aspects of a group-specific behavioral tradition, *Journal of Human Evolution* 55 : 989-998.
- Leca, J.-B., Gunst, N. & Huffman, M. A. 2007a Japanese macaque cultures : inter- and intra-troop behavioural variability of stone handling patterns across 10 troops, *Behaviour* 144 : 251-281.
- 2007b Age-related differences in the performance, diffusion, and maintenance of stone handling, a behavioural tradition in Japanese macaques, *Journal of Human Evolution* 53 : 691-708.
- 2008a Of stones and monkeys : testing ecological constraints on stone handling, a behavioral tradition in Japanese macaques, *American Journal of Physical Anthropology* 135 : 233-244.
- 2008b Food provisioning and stone handling tradition in Japanese macaques : a comparative study of ten troops, *American Journal of Primatology* 70 : 803-813.
- 2010a The First case of dental flossing by a Japanese macaque (*Macaca fuscata*) : implications for the determinants of behavioral innovation and the constraints on social transmission, *Primates* 51 : 13-22.
- 2010b Principles and levels of laterality in unimanual and bimanual stone handling patterns by Japanese macaques, *Journal of Human Evolution* 58 : 155-165.

- 2010c Indirect social influence in the maintenance of the stone handling tradition in Japanese macaques (*Macaca fuscata*), *Animal Behaviour* 79 : 117-126.
- 2011 Complexity in object manipulation by Japanese macaques : a cross-sectional analysis of manual coordination in stone handling patterns, *Journal of Comparative Psychology* 125 : 61-71.
- Lefebvre, L. 1995 Culturally-transmitted feeding behaviour in primates : evidence for accelerating learning rates, *Primates* 36 : 227-239.
- Matsuzawa, T. 1996 Chimpanzee intelligence in nature and in captivity : Isomorphism of symbol use and tool use. In W. C. McGrew, L. F. Marchant & T. Nishida (dir.) *Great ape societies*. Cambridge : Cambridge University Press, 196-209.
- McGrew, W. C., 2003 Ten dispatches from the chimpanzee culture wars. In F. B. M. de Waal & P. L. Tyack (dir.) *Animal social complexity : intelligence, culture and individualized societies*. Cambridge : Harvard University Press, 419-439.
- Nahallage, C. A. D. & Huffman, M. A. 2007a Age-specific functions of stone handling, a solitary-object play behavior, in Japanese macaques (*Macaca fuscata*), *American Journal of Primatology* 69 : 267-281.
- 2007b Acquisition and development of stone handling behavior in infant Japanese macaques, *Behaviour* 144 : 1193-1215.
- 2008a Comparison of stone handling behavior in two macaque species : implications for the role of phylogeny and environment in primate cultural variation, *American Journal of Primatology* 70 : 1124-1132.
- 2008b Environmental and social factors associated with the occurrence of stone-handling behavior in a captive troop of *Macaca fuscata*, *International Journal of Primatology* 29 : 795-806.
- Nakamichi, M., Kato, E., Kojima, Y. & al. 1998 Carrying and washing of grass roots by free-ranging Japanese macaques at Katsuyama, *Folia Primatologica* 69 : 35-40.
- Nakamura, M. & Nishida, T. 2006 Subtle behavioral variation in wild chimpanzees, with special reference to Imanishi's concept of *kaluchua*, *Primates* 47 : 35-42.
- Panger, M. A., Perry, S., Rose, L. & al. 2002 Cross-site differences in foraging behavior of white-faced capuchins (*Cebus capucinus*), *American Journal of Physical Anthropology* 119 : 52-66.
- Perry, S. & Manson, J. H. 2003 Traditions in monkeys, *Evolutionary Anthropology* 12 : 71-81.
- Perry, S., Baker, M., Fedigan, L. M. & al. 2003 Social conventions in wild white-faced capuchin monkeys, *Current Anthropology* 44 : 241-268.
- Rendell, L. & Whitehead, H. 2001 Culture in whales and dolphins, *Behavioral and Brain Sciences* 24 : 309-382.
- Tinbergen, N. 1963 On aims and methods of ethology, *Zeitschrift für Tierpsychologie* 20 : 410-433.
- Tomasello, M. 1999 *The Cultural origins of human cognition*. Cambridge : Harvard University Press.
- Van Schaik, C. P., 2003 Local traditions in orangutans and chimpanzees : social learning and social tolerance. In D. M. Fragaszy & S. Perry (dir.) *The biology of traditions : models and evidence*. Cambridge : Cambridge University Press, 297-328.
- Van Schaik, C. P., Ancrenaz, M., Borgen, G. & al. 2003 Orangutan cultures and the evolution of material culture, *Science* 299 : 102-105.
- Whiten, A., Goodall, J., McGrew, W. C. & al. 1999 Cultures in chimpanzees, *Nature* 399 : 682-685.
- 2001 Charting cultural variation in chimpanzees, *Behaviour* 138 : 1481-1516.

RÉSUMÉ

Approche intégrée des comportements culturels : le cas de la manipulation de pierres chez le macaque japonais (*Macaca fuscata*). Dans la quête d'explications culturelles ou de propositions alternatives pour rendre compte de l'existence de variations comportementales entre des groupes de la même espèce, seule une approche intégrée, prenant en compte différentes perspectives et incorporant des types d'analyses complémentaires, permet d'établir la preuve de l'existence d'une forme de culture. L'objectif de cet article est de démontrer comment des études comparatives, longitudinales, et expérimentales du comportement de manipulation de pierres, une forme de jeu solitaire observée dans plusieurs groupes de macaques japonais, ont permis de caractériser la nature culturelle de cette pratique.

L'approche comparative a révélé une importante variabilité du comportement de manipulation de pierres entre les groupes de cette espèce, mais aussi entre différentes espèces de macaques, avec un rôle limité des facteurs génétiques et environnementaux. L'approche longitudinale a permis de décrire les voies de transmission du comportement entre les membres d'un groupe et à travers les générations, d'évaluer le rôle de l'influence sociale directe de la mère dans l'acquisition du comportement de manipulation de pierres par le jeune lors des premiers mois de la vie, et de démontrer que la tradition de manipulation de pierres n'est pas figée, mais qu'au contraire, elle se transforme au cours du temps, avec une accumulation de diversité et de complexité comportementales, ainsi qu'une diversification des contextes au cours desquels le comportement de manipulation de pierres est pratiqué, des critères qui correspondent à la définition d'une culture cumulative. Enfin, l'approche expérimentale a prouvé que les produits de ce comportement engendrés par l'activité précédente d'un individu (des tas de pierres laissés au sol) stimulent de façon indirecte (c'est-à-dire même en l'absence de ce dernier) l'activité suivante des autres congénères, et participent certainement au maintien de cette tradition. Même si le comportement de manipulation de pierres ne remplit aucune fonction à l'heure actuelle, ce comportement pourrait servir, dans les conditions de faible pression de sélection qu'engendre le nourrissage régulier des singes, à maintenir dans une population un certain degré de diversité et de complexité comportementales associées à des pierres qui, sous réserve d'un changement des conditions environnementales, pourraient évoluer en utilisation des pierres comme outils. Cette recherche souligne l'importance d'une approche éthologique des comportements culturels, en considérant les quatre questions posées par Tinbergen (1963) : développement, mécanisme, fonction, et évolution.

ABSTRACT

Integrated approach to cultural behaviour in non-human primates : the case of stone-handling among Japanese macaques (*Macaca fuscata*). In the quest for cultural versus alternative explanations of behavioral variations between groups of the same species, only an integrative approach, considering different perspectives and incorporating complementary analyses, would allow to find evidence for a form of culture. The goal of this paper is to demonstrate how comparative, longitudinal, and experimental studies of stone handling behavior, a form of solitary object play observed in multiple groups of Japanese macaques, lead to characterize the cultural nature of this habit. The comparative approach revealed a considerable variability in stone handling between groups of this species and between different macaque species, with a limited effect of genetic and environmental factors. The longitudinal approach allowed to document the diffusion pathways of the behavior within a group and across generations, to evaluate the direct social influence of the mother in the acquisition of stone handling by young individuals during their first months of life, and to demonstrate that the stone handling tradition is not static but instead changes over time, with an accumulation of behavioral diversity and complexity, and a diversification of the contexts in which stone handling is practiced. Such criteria fit the definition of a cumulative culture. Finally, the experimental approach showed the indirect stimulating effect of stone handling by-products generated through the previous activity of other group members (piles of stones left on the ground) on the subsequent activity of conspecifics, and suggested how stone handling artefacts may contribute to the long-term maintenance of the stone handling tradition. Even though stone handling is currently functionless under the relaxed selective pressures of food provisioning, this behavior may simply serve the function of maintaining in some populations a set of behaviors and a high degree of familiarity with the properties of the stones that could evolve into stone tool-use in a different environment. This research urge for an ethological approach of cultural behaviors, taking into account the four Tinbergen's (1963) questions: development, mechanism, function, and evolution.

MOTS CLÉS

Comportement culturel, transmission sociale, manipulation d'objets, utilisation d'outil, primates, approche éthologique

KEYWORDS

Cultural behavior, social transmission, object manipulation, tool use, primates, ethological approach